

- KROHN (A.), 1849. — Ueber die Anwesenheit zweier Drüsensäcke im cephalothorax der Phalangiden. *Archiv. f. Naturg.*, 33, p. 79-83.
- LAWRENCE (R. F.), 1938. — The odoriferous glands of some South African Harvest-Spiders. *Trans. roy. Soc. South Africa*, 25, 4, p. 333-342, Pl. IX.
- SOERENSEN (W.), 1879. — Om Bygningen af Gonyleptiderne, en Type af Arachnidernes Classe. *Tidsskr.*, ser. 3, 12, p. 97-222, Pl. I-III.
- SOERENSEN (W.), 1932. — Descriptiones Laniatorum (Opus posthumum recognovit et edidit K. L. HENRIKSEN). *Mem. Acad. roy. Sci. Lettr. Danemark, Copenhagen*, ser., 9, 3, 4, p. 199-422.

RECHERCHES BIOLOGIQUES
SUR UN GASTROPODE MÉDITERRANÉEN
COCHLICELLA VENTRICOSA DRAPARNAUD
EN FLANDRE MARITIME.

PAR

Jean BOULANGÉ.

Plusieurs Mollusques méditerranéens ont élargi leur aire d'extension le long du littoral atlantique, atteignant celui de la mer du Nord ; c'est le cas notamment de *Cochlicella acuta* MULLER que BOULY DE LESDAIN signalait dans la région dunkerquoise en 1905 (BOULY DE LESDAIN, 1905). En 1946, ADAM trouvait *Cochlicella Ventricosa* DRAPARNAUD dans les dunes de La Panne, en Flandre belge ; il y avait disparu en 1947 (ADAM, 1947a et b). Mais en 1957, il abondait à Gravelines, à mi-chemin entre Dunkerque et Calais, sur une aire bien délimitée. Nous avons aussitôt signalé cette nouvelle station sur la côte de la mer du Nord (BOULANGÉ, DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1958).

Il était intéressant d'étudier cette espèce en son nouvel habitat. Nous avons essayé de dégager quelques données écologiques et biologiques, insistant sur l'étude statistique de la croissance de *Cochlicella ventricosa* suivie méthodiquement de Juillet 1957 à Juillet 1958. Cela a permis une comparaison avec l'espèce voisine, *C. acuta* (d'ailleurs également présente à Gravelines) dont l'étude détaillée dans le Nord de la France a été récemment publiée (DE LEERSNYDER, 1958).

I. — Données générales.

A. SYSTÉMATIQUE.

Cochlicella, Mollusque Gastropode Pulmoné, Stylommatophore, fut décrit par FERUSSAC comme un sous-genre d'*Helix* en 1821 ; Risso (1826) en fit le genre *Cochlicella*. Il fait partie des *Helicidae* ; comme tel, son appareil génital est caractérisé par des glandes multifides insérées directement sur le vagin, mais à la différence de celui des autres *Helicidae*, il ne comporte pas de dard ni de sac du dard (GERMAIN, 1930).

La coquille est turriculée, conique, à spire très allongée, à ouverture petite ; le test est assez solide, l'ombilic à peine visible.

Ce genre comprend trois espèces :

Cochlicella acuta MULLER (1774) ;

Cochlicella ventricosa DRAPARNAUD (1801) ;

Cochlicella conoïdea DRAPARNAUD (1801).

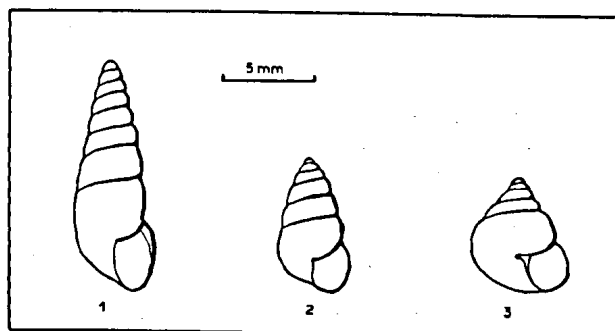


FIG. 1. — Coquilles des diverses espèces de *Cochlicella* : 1, *C. acuta* (Gravelines) ; 2, *C. ventricosa* (Gravelines) ; 3, *C. conoïdea* (Cannes).

On distingue ces espèces par l'ornementation et les proportions de la coquille, par des particularités de l'appareil génital, par leur habitat. Nous nous intéresserons principalement aux deux premières car *C. conoïdea* n'est pas signalé sur la côte atlantique française.

1) La coquille (fig. 1).

La coquille des *Cochlicella* est d'une teinte gris blanc, parfois uniforme, plus souvent à flammulations brunes. Le dernier tour de spire de la coquille de l'une et l'autre espèce s'orne fréquemment d'une bande brune qui disparaît dans l'enroulement de la coquille. Le test de *C. ventricosa* porte aussi parfois une bande brune continue, apparente sur toutes les spires jusqu'au sommet, soit seule, soit s'ajoutant à la précédente ; cette bande continue est très rare chez *C. acuta* (GERMAIN, 1930). *C. conoïdea* porte parfois des bandes brunes.

L'ouverture de la coquille, franchement circulaire ou légèrement tétragonale chez *C. ventricosa*, est à peine ovalisée chez *C. acuta*.

C'est la forme de la coquille (cf. fig. 1) qui constitue le caractère le plus typique de différenciation externe des trois espèces. La coquille la plus longue chez l'adulte est celle de *C. acuta* ; elle possède 9 à 11 tours de spire, a couramment une longueur de 15 mm, mais peut atteindre 19 mm ; elle est très allongée, non ventrue.

A l'opposé, *C. conoïdea*, avec 5 à 6 tours de spire, ne dépasse pas 9 mm ; sa coquille est franchement globuleuse, trapue.

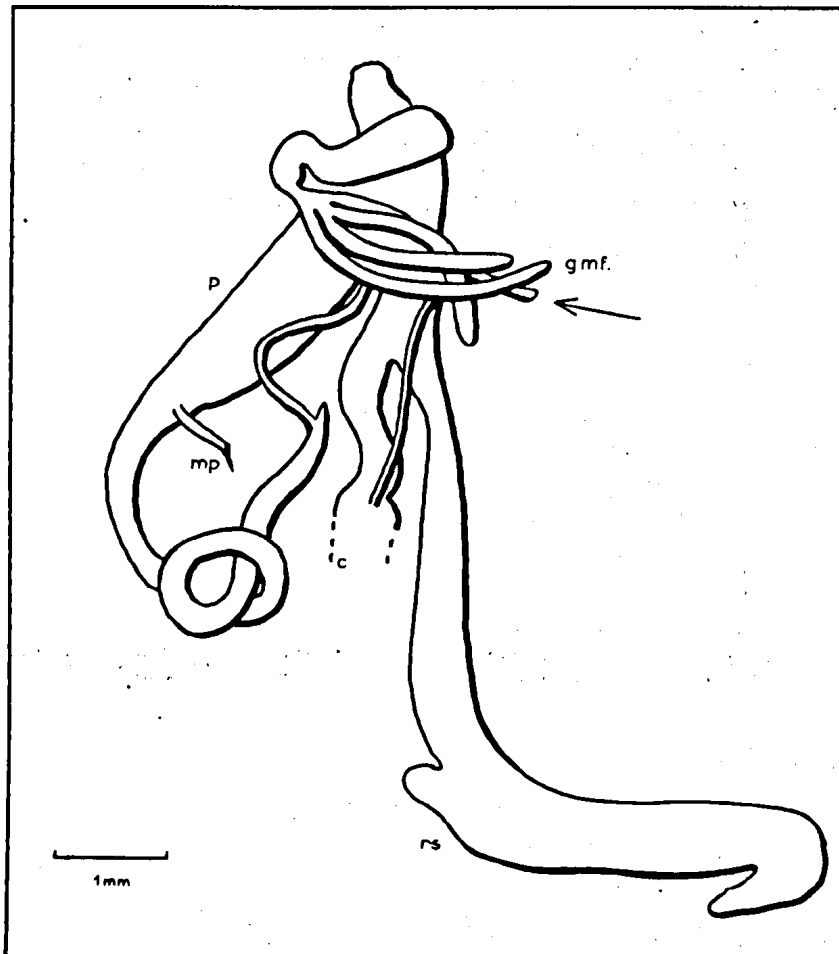


FIG. 2. — Appareil génital de *C. ventricosa* ; g.mf., glande multifide ; c, spermatheca ; p, pénis ; mp, muscle du pénis ; rs, réceptacle séminal.

C. ventricosa est intermédiaire entre les deux espèces précédentes ; la coquille adulte a 7-8 tours de spire et 12 mm au grand maximum, plus couramment 8-10 mm ; moins pointue que chez *C. acuta*, elle est nettement ventrue sans être globuleuse comme celle de *C. conoïdea*.

2) L'appareil génital (fig. 2 et 3).

Les *Cochlicella*, comme tous les Pulmonés, sont hermaphrodites. Leur appareil génital comporte un organe glandulaire dont le rôle est mal connu, qui est communément appelé « glande multifide ». Cette glande est véritablement multifide chez *C. ventricosa* ; elle a la forme d'un gant dont la main allongée porte quatre doigts flexueux (fig. 2). Chez *C. acuta*, elle est plutôt unifide, se réduisant à un tube, plus ou moins profondément divisé en deux branches à son extrémité distale (fig. 3) (MOSS et PAULDEN, 1892 ; ADAM, 1947 a).

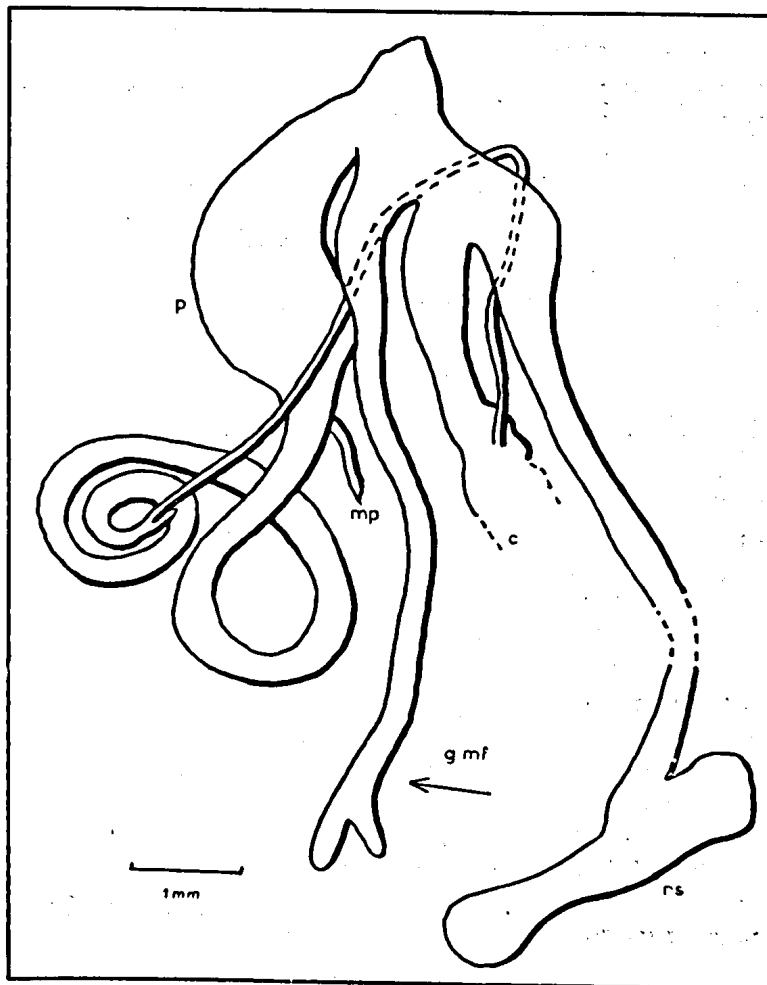


FIG. 3. — Appareil génital de *C. acuta* ; g.mf., glande « multifide » ; c, spermoviducte ; p, pénis ; mp, muscle du pénis ; rs, réceptacle séminal.

3) L'habitat.

Les trois espèces de *Cochlicella* diffèrent nettement par leur écologie (SACCHI, 1952a ; 1952b ; 1953a ; 1953b ; 1954 ; 1955a ; 1955b ; 1958).

Cochlicella conoïdea est l'espèce la plus xérophile et la plus héliophile. Elle habite avec *Helicella conica* la dune sèche à végétation clairsemée plus particulièrement plantée d'Oyats, la zone de l'*Ammophiletum*. Espèce exigeante, elle est aussi la plus thalassophile, ne s'éloignant absolument pas du littoral.

Cochlicella acuta occupe l'arrière-dune sèche plus riche en végétation que la zone de l'*Ammophiletum*, mais elle est la plus tolérante des trois espèces ; on la ramasse aussi sur la zone de l'*Ammophiletum*, sur les sables humides du *Salicornietum*, voire même sur des terres humides. C'est l'espèce qui s'écarte le plus facilement du littoral, pénétrant dans l'arrière-pays de plus d'une centaine de kilomètres (GERMAIN, 1930).

Cochlicella ventricosa habite l'arrière-dune humide ; en malacologie il caractérise ce milieu. On le trouve dans les jardins et les prés humides parcourus de fossés, en arrière du cordon dunaire, avec le Gastropode *Succinea*, à côté des végétaux *Juncus* et *Schoenus*. *C. ventricosa* occupe aussi la zone du *Salicornietum*, des étangs salés et pauvres. Il s'éloigne rarement des bords de mer, bien qu'il s'élève jusque vers 400-500 m dans le Var et 720 m dans les Alpes Maritimes (GERMAIN, 1930, p. 317).

B. TAXONOMIE.

Les dénominations successives des trois espèces de *Cochlicella* risquent de provoquer beaucoup de confusions (KENNARD et WOODWARD, 1920).

Les quiproquos les plus graves proviennent de ce que de nombreux auteurs, dont GERMAIN avant 1930 (GERMAIN, 1913), ont donné le nom linnéen d'*Helix barbara* à l'espèce que nous venons de décrire sous celui de *Cochlicella acuta* MULLER ; ils donnaient le nom spécifique d'*acuta* au *Cochlicella* que nous avons nommé *C. ventricosa* DRAPARNAUD.

En fait, les spécimens de la collection de LINNÉ correspondent à *C. acuta* MULLER, mais leur diagnose n'est pas assez précise pour définir l'espèce (ADAM, 1947a).

GERMAIN dans la *Faune de France* (1930) adopte définitivement la nomenclature à laquelle nous nous référons.

Le *Cochlicella ventricosa* est le *Bulimus ventricosus* de DRAPARNAUD et le *Cochlicella ventrosa* de RISSO (1826).

C. BIOGÉOGRAPHIE.

L'aire de distribution des *Cochlicella* est avant tout constituée par le contour de la Méditerranée occidentale (SACCHI, 1958, p. 50) ; leur origine est méditerranéenne, peut-être plus précisément le Maghreb méditerranéen d'où le genre aurait envahi l'Europe méridionale (SACCHI, 1955b, p. 109).

On trouve les trois espèces sur les côtes d'Afrique du Nord, de l'Italie méridionale et occidentale, des Îles siciliennes sauf Marétime (SACCHI, 1958, p. 23), de la Méditerranée française et de la Corse (GERMAIN, 1930), de la péninsule Ibérique (NOBRE, 1941).

Plus précisément, on signale *C. conoïdea* sur le littoral atlantique du Maroc jusqu'à Mogador environ (SACCHI, in litt.) et aux environs de Venise (PIGNATI et SACCHI, 1953). GERMAIN (1930) remarque que l'on trouve en Corse, presque exclusivement, la variété *Fertoni* CAZIOT qui habite également les Alpes-maritimes. Il ne semble pas que *C. conoïdea* atteigne la côte française atlantique.

C. acuta atteint vers le sud les Açores et Madère, Porto-Santo notamment (NOBRE, 1931); sa limite orientale est la Syrie (GERMAIN, 1921); il existe en Grèce mais on ne le trouve ni en Asie Mineure ni en Russie (SACCHI, 1955b). En Adriatique, il remonte jusqu'à Venise (PIGNATI et SACCHI, 1953). Vers le nord, on le rencontre sur tout le littoral atlantique français et sur la côte britannique ouest jusqu'aux Hébrides (AUBERTIN, ELLIS, ROBSON, 1930); en bordure de la Manche et de la mer du Nord, *C. acuta* atteint sa limite nord en Belgique à Oostduinkerke, et sur la côte anglaise dans le Kent (DE LEERSNYDER et HOESTLANDT 1957; DE LEERSNYDER, 1958). On ne le trouve ni en Hollande, ni en Allemagne, ni en Scandinavie (DE LEERSNYDER, 1958).

C. ventricosa est signalé aux Canaries (Île de Tenerife), aux Bermudes (MOUSSON, 1872); il est abondant à Madère et à Porto-Santo (NOBRE, 1931), mais ne descend pas jusqu'aux îles du Cap vert (PANELIUS, 1958). Sur la côte est de l'Italie il ne dépasse pas la moyenne Adriatique et n'atteint pas Venise (PIGNATI et SACCHI, 1953). NOBRE (1941) signale au Portugal une variété à coquille cornée, semi-transparente et très fragile, considérée par quelques auteurs comme une variété de *C. acuta*, *C. ventricosa* a été signalé sur la côte atlantique française dans le golfe de Gascogne, aux environs de Saint-Jean-de-Luz (WATSON, in litt.). On le trouve encore en France dans les Basses-Alpes (à Entrevaux notamment), le Vaucluse (environs d'Avignon) et la Haute Garonne (environs de Toulouse) (GERMAIN, 1930). Nous avons dit qu'ADAM l'avait trouvé beaucoup plus au nord, à la Panne en Belgique en 1946, d'où il avait disparu en 1947, et que nous l'avions ramassé à Gravelines en 1957.

II. — Biologie en Flandre.

A. DESCRIPTION GÉOGRAPHIQUE DES STATIONS.

1) Station de La Panne.

ADAM (1947a) signale qu'en Décembre 1946, « un petit nombre d'exemplaires vivants » de *Cochlicella ventricosa* furent récoltés à La Panne près d'un bâtiment communément appelé « Ancien théâtre allemand ». « Au même endroit se trouvaient de nombreuses coquilles vides... En 1947, *C. ventricosa* n'a plus été trouvé vivant ».

La Panne est la première agglomération côtière belge au delà de la frontière française ; l'ancien théâtre est situé en pleine dune au milieu de nombreux blockaussen en voie de démolition.

En 1959, nous n'avons plus trouvé aucun *C. ventricosa* en cette station ni aux alentours de celle-ci.

2) Station de Gravelines-Les Huttes (fig. 4).

Nous avons signalé en 1958 (BOULANGÉ, DE LEERSNYDER et HOESTLANDT) l'existence d'une station à *C. ventricosa* sur le territoire de la commune de Gravelines, petit port situé en France à 37 kilomètres à l'ouest de La Panne.

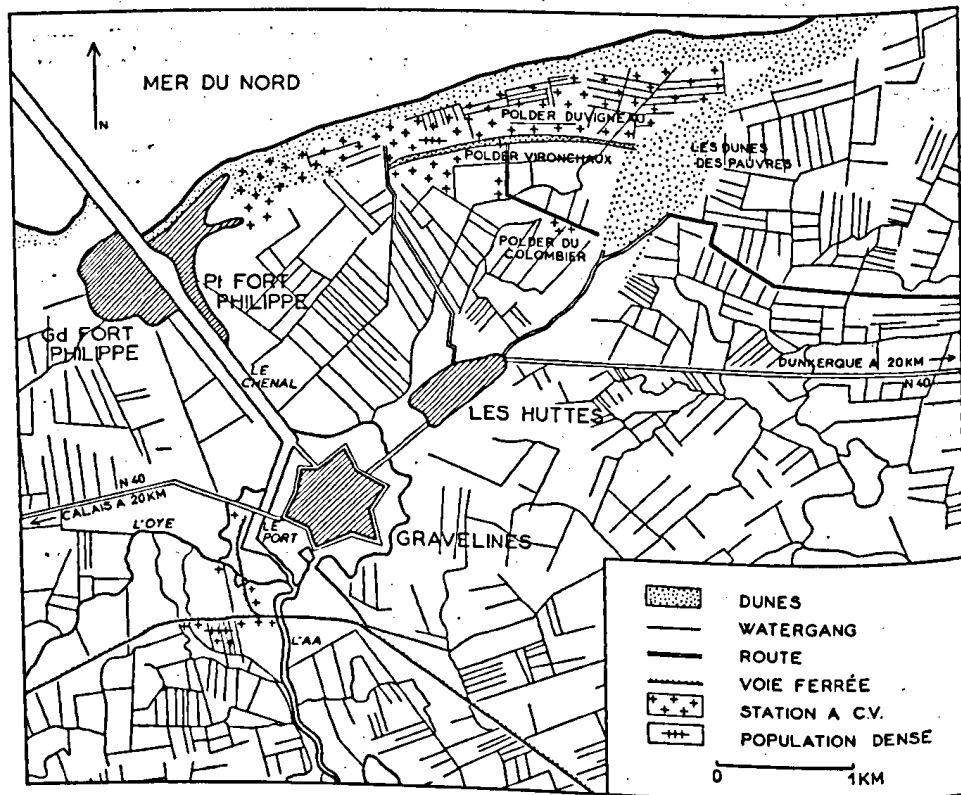


FIG. 4. — Carte des stations de Gravelines.

Cette station, découverte en Mai 1957, se trouve au hameau des Huttes ; elle occupe une bande de terrain d'une longueur de 4 kilomètres environ, d'une largeur moyenne de 500 mètres (maximum : 1 km), parallèle à la mer, en arrière du cordon de dunes littorales. Formée surtout de pâtures basses, elle est limitée à l'ouest par le hameau de Petit-Fort-Philippe et le chenal du port de Gravelines, au sud par des champs cultivés, à l'est par un cordon de dunes anciennes. Sa carte a été dressée en Octobre 1957 (BOULANGÉ, DE LEERSNYDER et HOESTLANDT, 1958).

L'emplacement où la population de *C. ventricosa* est la plus dense est situé approximativement au centre de la station (cf. fig. 4) sur le polder Duvigneau ; à cet endroit, on ne ramasse pas de *C. acuta*. Par contre, les deux espèces voisinent au pourtour de la station.

3) Station du Sud-Ouest de Gravelines (fig. 4).

Il existe une autre station à *C. ventricosa* sur le territoire de Gravelines, nettement moins étendue, à 3-4 kilomètres de la précédente ; elle est située principalement sur 4 hectares environ de prés marécageux en contre-bas de la voie ferrée Calais-Dunkerque, côté sud ; c'est là que la population est la plus dense.

A l'ouest et au sud, cette station ne s'étend guère. A l'est, elle suit la voie ferrée mais elle est limitée par l'Aa. Au nord, la station franchit le ballast, longeant jusqu'au pont de l'Oye un embranchement de la voie ferrée qui conduit au port de Gravelines, sur un sol beaucoup plus sec. Nous avons encore ramassé des individus tout à fait isolés à 500 mètres au nord de ce pont, toujours le long des voies, derrière les hangars du port.

Sur cette station, à la différence de celle des Huttes, les deux espèces *acuta* et *ventricosa* voisinent partout.

B. ECOLOGIE.

1) Station de La Panne.

L'ancien théâtre allemand est situé en pleine dune sèche ; c'est la zone de l'*Ammophiletum*.

Voici les Mollusques que nous avons trouvés à cet emplacement : *Euparypha pisana* MULLER en très grande abondance, *Helicella maritima* DRAPARNAUD, *Cochlicella acuta* MULLER, *Cepaea nemoralis* LINNE.

Quant à la flore, elle comprend : *Ammophila arenaria* L., *Carex arenaria* L., *Hippophae rhamnoides* L., *Sambucus nigra* L., *Rubus caesius* L., *Senecio jacobaea* L., *Anchusa officinalis* L., *Euphorbia paralias* L., *Ononis repens* L., *Potentilla anserina* L., *Erodium glutinosum* DUMOTIER, *Calamagrostis epigeios* ROTH., *Cirsium arvense* SCOP., *Crepis virens* VILL., *Saponaria officinalis* L., *Cynoglossum officinale* L., *Sonchus asper* WILL., *Solanum dulcamara* L., *Oenothera biennis* L., *Diplotaxis tenuifolia* DC., *Gallium verum* L., *Centaureum umbellatum* GILIB., *Bryonia dioica* JACQ., *Achillea millefolium* L., *Urtica dioica* L.

2) Station de Gravelines-Les Huttes.

A la station des Huttes, c'est dans la longue pâture humide du polder Duvigneau, en arrière des dunes côtières, que la population de *C. ventricosa* est la plus dense ; ce terrain, parcouru de petits fossés évasés toujours humides, semble particulièrement favorable au développement de l'espèce.

C. ventricosa se trouve le plus souvent sur le sol, à la base des tiges, monte peu sur les herbes, choisit les emplacements à la fois

humides et aérés, non les plus mouillés ; par temps froid il s'enfouit légèrement à la naissance des racines.

Dans cette pâture, nous avons relevé les Mollusques suivants : *Pupilla muscorum* LINNE, *Cochlicopa lubrica* MULLER, *Fruticicola hispida* LINNE, *Fruticicola rufescens* MULLER, *Vallonia pulchella* MULLER, *Succinea putris* LINNE, et les végétaux : *Agrostis stolonifera* L., *Holcus lanatus* L., *Juncus glaucus* E., *Cirsium arvense* SCOP., *Cirsium vulgare* TEN., *Senecio jacobaea* L., *Potentilla reptans* L., *Trifolium repens* L., *Gallium verum* L., *Brunella vulgaris* L., *Lotus corniculatus* L., *Ranunculus acris* L., *Plantago lanceolata* L., *Potentilla anserina* L., *Achillea millefolium* L., *Crepis virens* VILL., *Leontodon hispidus* L., *Taraxacum officinalis* AGG., *Cynosurus cristatus* L., *Centaurea pratensis* THUILL., *Urtica dioica* L., *Bellis perennis* L., *Acrocladium cuspidatum* (1).

3) Station du Sud-Ouest de Gravelines.

Au sud-ouest de Gravelines, la population dense se localise également sur des prés très humides ; il s'agit de terrains dont la couche superficielle argileuse a été prélevée pour une briqueterie. Comme végétation, nous avons relevé, mêlés aux luzernes et aux trèfles de culture : *Phragmites communis* TRIN., *Juncus glaucus* E., *Equisetum arvense* L., *Lotus corniculatus* L., *Senecio jacobaea* L., *Rumex acetosella* L..

Sur le périmètre des stations, *C. ventricosa* est d'autant plus rare que le sol est plus exposé à des états de sécheresse périodique ; c'est le cas des digues sableuses, des haies d'ormeaux, des champs cultivés et des watergangs. L'abondance des *Diplotaxis* favorise cependant son expansion sur des terrains plus secs, par exemple le long du ballast du chemin de fer.

Conclusion.

ADAM (1947a) estime que *C. ventricosa* a dû être introduit à La Panne par les troupes allemandes séjournant le long des côtes pendant la guerre 1940-45. Cette hypothèse est plausible.

A La Panne, *C. ventricosa* était manifestement déporté hors de son habitat normal : dune sèche, végétation et faune malacologique ne de peu antérieure à 1946, et il n'est pas surprenant qu'il ne s'y soit pas maintenu.

A Gravelines Les-Huttes, il a trouvé son habitat spécifique des bords de la Méditerranée : proximité de la mer, arrière-dune humide.

L'importance des deux stations de Gravelines semble prouver que l'introduction de *C. ventricosa* est antérieure à 1940. La station de La Panne serait probablement due à un transport accidentel à partir de Gravelines.

(1) Nous remercions Monsieur DOING KRAFT, de l'Université de Wageningen (Pays-Bas), à qui nous devons ces déterminations botaniques.

C. REPRODUCTION.

Lors de ramassages mensuels d'un millier d'individus, de Juillet 1957 à Juillet 1958, en vue de l'étude de la croissance dont nous parlerons plus loin, nous avons compté le nombre des copulateurs rencontrés. Les résultats de ces observations sont rapportés dans le tableau I.

TABLEAU I.

Date du prélèvement	Nombre total d'individus	Nombre de couples	Longueurs extrêmes en mm des copulateurs		Longueur moyenne des copulateurs	Pontes
12 Juillet 1957.....	1.070	2	7,2	8,3	7,7	++
10 Août 1957.....	932	9	7,2	9,4	8,3	++
6 Septembre 1957..	930	2	7,0	9,1	8,1	++
26 Septembre 1957..	1.020	4	8,2	10,7	9,3	++++
31 Octobre 1957.....	1.019	1				+
5 Décembre 1957...	1.157	0				+
9 Janvier 1958.....	1.041	1	7,3	7,6		+
18 Février 1958.....	933	0				++
20 Mars 1958.....	998	0				+
18 Avril 1958.....	963	0			8,8	++
17 Mai 1958.....	1.053	3	8,4	9,2	7,8	+++
23 Juin 1958.....	1.118	5	6,7	9,2	7,7	+++
15 Juillet 1958.....	717	8	6,0	8,7		

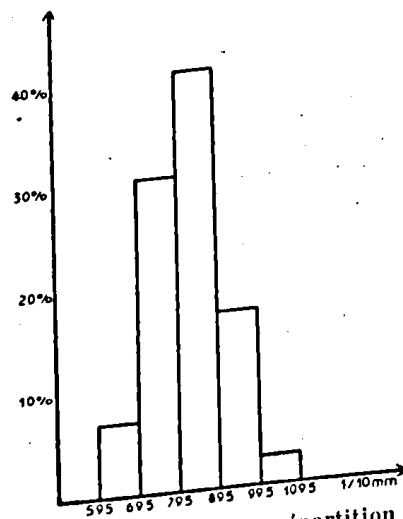


Fig. 5. — Histogramme montrant la répartition en pourcentages des tailles des copulants.

Les copulateurs ne sont jamais très nombreux, le nombre maximum des copulations étant de 9 pour 932 *C. ventricosa*; DE LEERSNY-

DER étudiant de la même façon *C. acuta* avait trouvé jusqu'à 63 couples pour 1.654 individus prélevés (DE LEERSNYDER, 1958, p. 167).

Par contre, *C. ventricosa* copule à Gravelines de Mai à Octobre, tandis que *C. acuta* ne copule en masse dans le Boulonnais qu'en Septembre et Octobre (DE LEERSNYDER, 1958).

La taille de la coquille des copulants est toujours au moins égale à 60 dixièmes de millimètre. Un histogramme (fig. 5) montre leur répartition en pourcentages : 89 % des copulants mesurent 70 à 100 dixièmes de millimètre (moyenne : 82 dix. mm).

A Gravelines, nous avons trouvé des œufs de *C. ventricosa* durant toute l'année ; les pontes sont plus ou moins abondantes ; nous avons essayé d'exprimer dans le tableau I la quantité des œufs rencontrés : le signe + signifie que les œufs étaient rares (moins de 30 pour un millier d'individus ramassés), le signe ++, qu'ils étaient assez fréquents (plus de 30), le signe +++, qu'ils étaient très nombreux (non ramassables). Le tableau nous montre que les œufs étaient relativement nombreux de Mai à Novembre, soit près de la moitié de l'année ; les pontes d'Octobre semblent correspondre aux copulations encore assez nombreuses de fin Septembre. Peut-être n'y a-t-il pas d'éclosion par temps froid ?

Les œufs mesurent 1,10 mm. Ils sont en général groupés par 15 à 20. Ils sont déposés sur le sol à la base des tiges, sur les racines, dans les anfractuosités du sol, quelquefois enterrés à 1/2 mm de profondeur. Les jeunes à l'éclosion mesurent 7 à 10 dixièmes de mm.

III. — Etude de la croissance.

A. — TECHNIQUE.

1°) Prélèvements.

On a récolté un millier d'individus chaque mois durant 13 mois consécutifs, de juillet 1957 à juillet 1958, dans la pâture du polder Duvigneau (fig. 4), ramassant tous les animaux vivants sur une aire de 0,15 à 0,30 m² ; chaque prélèvement constituait un échantillon de la population.

Un prélèvement a été effectué de la même façon en août 1957 à Porto-Santo (archipel de Madère) (BOULANGÉ et HOESTLANDT, 1960).

2°) Mensurations.

Nous avons mesuré la longueur de la coquille de tous les individus ramassés, c'est-à-dire la distance qui sépare le sommet de la coquille de la projection du bord distal du péristome sur l'axe de la columelle (cf. Fig. 6).

Les individus d'une longueur égale ou inférieure à 3,5-4 mm ont été mesurés au microscope à l'aide d'un oculaire micromètre préalablement étalonné. Les individus plus grands ont été mesurés par une

double lecture sur le vernier de la platine mobile du microscope, en déplaçant la coquille parallèlement à son axe.

Toutes ces mesures ont été faites en dixièmes de millimètre. La précision, mesurée par l'erreur absolue maxima, est de 0,2 mm.

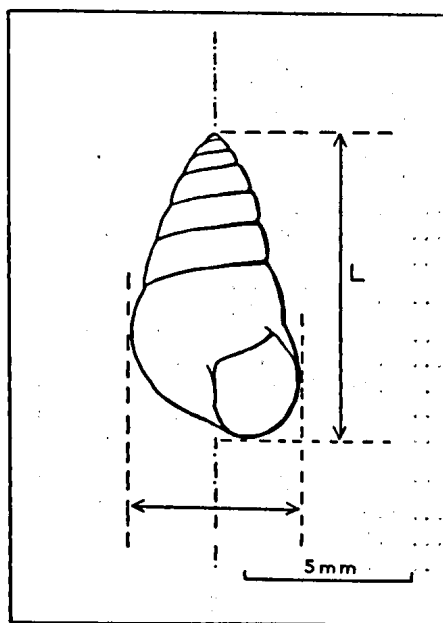


FIG. 6. — Longueur mesurée, L.

B. RÉSULTATS.

Pour chaque prélèvement, les longueurs de coquille des individus ont été réparties en classes dont l'étendue est de 10 dixième de millimètres. La fréquence des individus de chaque classe a été calculée en pourcentage.

Les valeurs caractéristiques des distributions de fréquence pour chaque échantillon sont exprimées dans le tableau II. On lira sur la figure 7 les variations du mode et de la médiane de mois en mois.

Les résultats des prélèvements de Gravelines sont portés sur la figure 8 sous forme d'histogrammes de distribution de fréquences. Les intervalles de temps entre les prélèvements figurent en abscisse; les longueurs de coquille qui sont limites de classes ont été marquées en ordonnée; la fréquence en pourcentage des individus d'une classe est figurée par une surface.

Les aires totales de chacun des histogrammes étant équivalentes (représentant un pourcentage égal à 100 %), les différentes formes des histogrammes successifs montrent la modification du pourcentage des tailles de mois en mois; elles permettent d'étudier la croissance de l'animal au long de l'année.

TABLEAU II.
Valeurs caractéristiques des distributions de fréquence
pour les échantillons de Gravelines et Porto-Santo
(en dixièmes de mm).

Date du prélèvement	Nombre d'individus	Limites de la classe modale	Médiane	Moyenne arithmétique	Ecart-type	Erreur standard de la moyenne	Limites de sécurité de la moyenne
<i>Gravelines</i>							
12 Juillet 1957.....	1.070	50,5-60,5	54,5	55,3	16,51	0,50	54,32-56,28
10 Août 1957.....	932	70,5-80,5	69,05	65,80	18,29	0,67	64,47-67,12
6 Septembre 1957..	930	20,5-30,5	41,94	47,68	23,28	0,76	46-18-49,17
26 Septembre 1957..	1.020	30,5-40,5 80,5-90,5	51,17	57,80			
31 Octobre 1957.....	1.019	30,5-40,5	36,67	41,60	22,63	0,69	40,23-42,97
5 Décembre 1957...	1.157	20,5-30,5	29,44	34,17	16,57	0,48	33,22-35,11
9 Janvier 1958.....	1.041	30,5-40,5	38,40	41,84	17,85	0,55	40,75-42,92
18 Février 1958.....	933	30,5-40,5	36,91	40,04	17,35	0,56	38,92-41,15
20 Mars 1958.....	998	10,5-20,5	28,46	34,84	21,58	0,68	33,50-36,17
18 Avril 1958.....	963	10,5-20,5 30,5-40,5	37,28	40,21	20,88	0,67	38,89-41,52
17 Mai 1958.....	1.053		56,52	55,89	21,75	0,67	54,57-57,20
23 Juin 1958.....	1.118	40,5-50,5	46,13	48,73	15,18	0,45	47,83-49,62
15 Juillet 1958.....	717	50,5-60,5	62,19	62,46	16,77	0,62	61,23-63,68
<i>Porto-Santo</i>							
27 Août 1957.....	1.209	30,5-40,5	33,95	33,76	7,73	0,2	33,35-34,16

La figure 9 compare les histogrammes des deux prélèvements effectués en Août 1957 à Gravelines et Porto-Santo.

C. INTERPRÉTATION.

1) *C. ventricosa* à Gravelines.

L'examen des histogrammes (fig. 8) laisse ressortir un caractère essentiel de la biologie de *C. ventricosa* à Gravelines : toutes les tailles, les plus petites comme les plus grandes, sont presque constamment représentées tout au long de l'année. Ce fait doit être mis en relation avec cet autre déjà signalé, à savoir que la période de reproduction est répartie sur de nombreux mois : *C. ventricosa* copule principalement de Mai à Octobre, et même encore en Janvier ; on trouve des œufs tous les mois (Tableau I et fig. 8).

En Juillet, 50 % des individus approchent de l'état adulte (4-6 mm), mais on trouve déjà 6 % de petits (1-3 mm) et il y a aussi 34 % d'adultes (plus de 6 mm) qui copulent et pondent. C'est en Août que la fréquence en adultes est la plus élevée : 69 % de la population est apte à copuler. Les classes modales 50,5-60,5 de l'histogramme du 12 Juillet, 70,5-80,5 de celui du 10 Août, 80,5-90,5 de

celui du 26 Septembre, montrent par leur progression vers les grandes tailles que la croissance des adultes se poursuit très régulièrement jusqu'en fin Septembre.

Pourtant l'équilibre des pourcentages s'est déplacé depuis le début de Septembre en faveur des petits individus. Les éclosions deviennent nombreuses. Le graphique bimodal du 26 Septembre montre bien la coexistence de deux générations à cette époque de l'année : les jeunes descendent de la génération adulte.

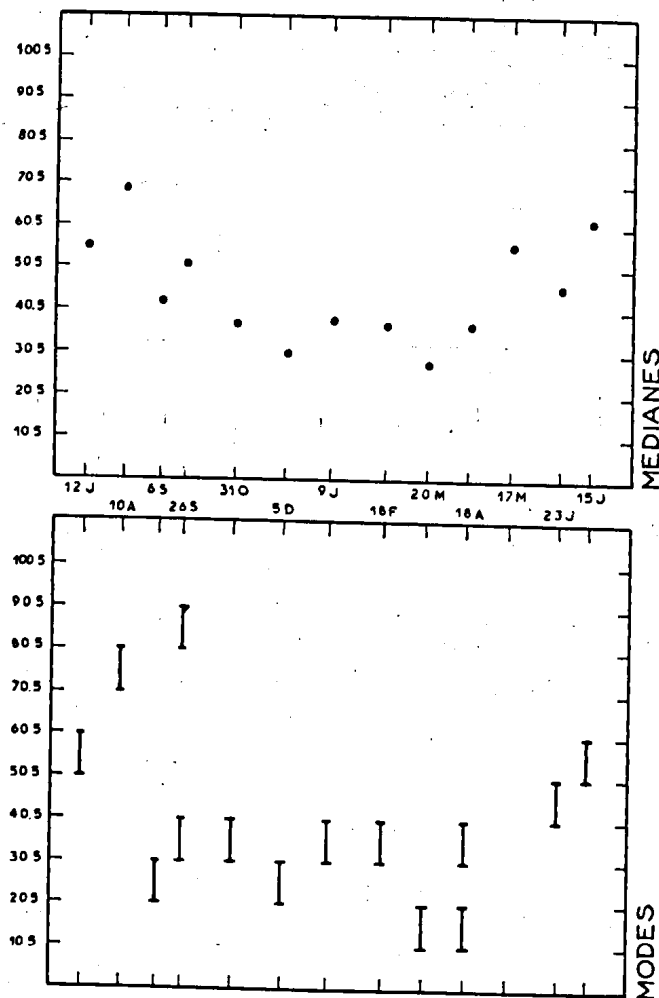


FIG. 7. — Variations du mode et de la médiane dans les prélèvements effectués de Juillet 1957 à Juillet 1958.

Comment expliquer le graphique unimodal du 6 Septembre ? Il semble qu'il soit moins représentatif de la population à cette date que celui du 26, encore que la différence entre les deux graphiques de Septembre ne soit pas considérable si l'on totalise les fréquences

d'individus de moins de 4 mm (48 % le 6, contre 37 % le 26 Septembre) et de plus de 6 mm (30 % le 6, contre 42 % le 26). Le ramassage du 6 aura sans doute été effectué principalement sur une microstation où les éclosions avaient été particulièrement massives.

La population continue de se rajeunir durant tout l'automne et le début de l'hiver ; nous assistons à un nouveau rajeunissement en Mars, correspondant sans doute à de nouvelles éclosions à la fin de l'hiver.

Entre les deux rajeunissements, la croissance se poursuit, sauf en Janvier-Février ; les graphiques de ces deux mois sont presque identiques. L'épiphragme muqueux que nous avons parfois observé, en Décembre notamment, recouvrant le péristome, reste toujours très léger. Il est donc évident que *C. ventricosa* n'hiberne pas à Gravelines.

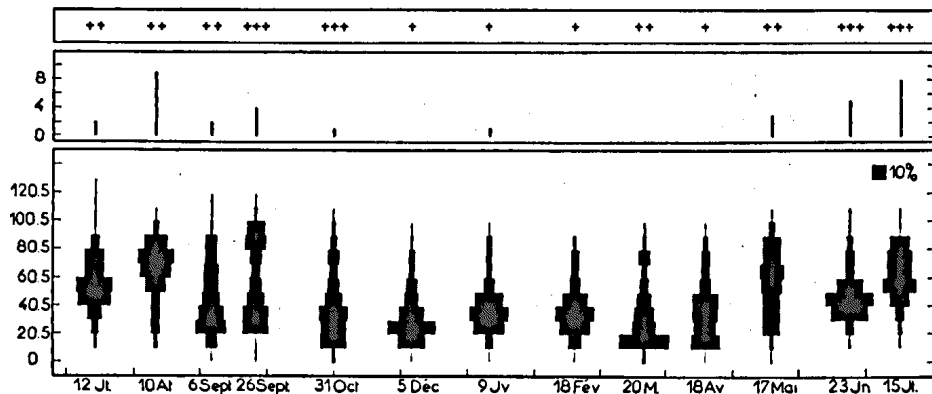


FIG. 8. — En bas : Histogrammes des prélèvements effectués à Gravelines de Juillet 1957 à Juillet 1958.

En abscisse : dates de ramassages.

En ordonnée : longueurs des coquilles en 1/10 de mm.

Au milieu : nombres de couples de copulants ramassés aux mêmes dates pendant l'échantillonnage.

En haut : estimation de la quantité de pontes rencontrées.

Les graphiques successifs du 26 Septembre, du 31 Octobre (encore faiblement bimodal), et du 5 Décembre témoignent de la mortalité des grands individus. Par ailleurs, les observations faites à l'occasion des ramassages de l'hiver nous ont montré que cette mortalité atteint ensuite toutes les tailles. Ainsi en Février il fallut éliminer comme morts le quart voire le tiers des *Cochlicella* ramassés ; leur coquille emplie d'air, flottant sur l'alcool, était encore colorée comme celle des animaux vivants. Lors de la mensuration de cet échantillonnage, on dut rejeter encore 150 à 160 coquilles qui ne contenaient plus que quelques débris d'animaux. Or, ces coquilles étaient de toutes tailles.

L'existence d'une mortalité juvénile importante durant la deuxième moitié de la saison froide s'ajoute à l'étalement de la période d'éclosions, pour expliquer les hésitations de la courbe des modes

et médianes (fig. 7). Elles expliquent peut-être aussi l'aplatissement de l'histogramme d'Avril.

La croissance est régulière de Mars à Juillet.

Il faut sans doute éliminer l'histogramme du 17 Mai ; à l'inverse de celui du 6 Septembre, l'échantillonnage fut très long par ce que la population était très dispersée.

En Juin la majorité des *C. ventricosa* est de taille moyenne. La comparaison des histogrammes extrêmes de Juillet 1957 et 1958 est satisfaisante : les deux courbes sont très semblables, avec la même classe modale ; mais la médiane (fig. 7) est plus élevée en 1958, ainsi que le pourcentage des adultes (53 % en 1958 pour 34 % en 1957) ; le développement aura été un peu plus rapide en 1958, sans doute à la faveur d'un printemps plus humide.

La durée de vie de *C. ventricosa* à Gravelines est donc normalement d'une année.

2) *C. ventricosa* à Porto-Santo.

L'échantillon prélevé à Porto-Santo le 27 Août 1957 tranche radicalement par sa très grande homogénéité (95 % des individus mesurent de 2 à 5 mm) avec tous ceux que nous venons d'interpréter, et plus particulièrement avec celui ramassé le même mois à Gravelines (fig. 9).

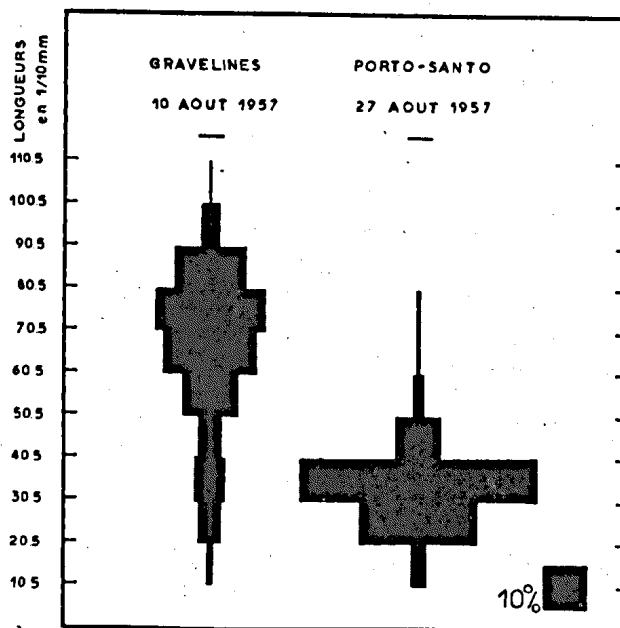


FIG. 9. — Comparaison des histogrammes des prélèvements effectués en août 1957 à Gravelines et à Porto-Santo.

Cette distribution est la conséquence du climat de l'île où l'année météorologique se partage en deux saisons, l'une humide centrée en hiver, l'autre absolument sèche centrée en été. Le prélèvement

a été effectué pendant la saison sèche ; tous les péristomes sont recouverts d'un épiphragme muqueux épais sur lequel adhère souvent un débris de feuille.

La croissance de *C. ventricosa* à Porto-Santo est interrompue durant la saison sèche ; elle s'effectue, ainsi que la reproduction, pendant la saison des pluies. La génération adulte disparaît presque complètement au début de l'été suivant (BOULANGÉ et HOESTLANDT, 1960).

C. ventricosa semble donc résister plus facilement à la chaleur sèche qu'au froid. Si l'espèce se maintient à Gravelines, c'est sans doute parce que l'importante mortalité juvénile due au froid, est compensée par une période prolongée de reproduction, qu'autorise un climat très humide et tempéré, avec relativement peu d'écarts de températures.

3) Comparaison avec *C. acuta* dans le Nord de la France.

DE LEERSNYDER (1958) étudiant *C. acuta* dans le Boulonnais a observé un cycle annuel de développement de l'espèce beaucoup plus rigoureux que celui de *C. ventricosa* en Flandre : une période de croissance régulière allant de Février jusqu'en fin Août ; une période de copulations en Septembre-Octobre, une légère reprise de croissance en Novembre-Décembre, enfin, une période d'éclosions et en même temps de mortalité massive des grands individus en Décembre suivie d'un rajeunissement radical de toute la population.

C. acuta semble mieux adapté au climat nordique que *C. ventricosa*.

Conclusion.

Nous savons que la température de la surface de la mer au voisinage des côtes de la mer du Nord depuis 1928 est en général de 0,6° C. plus élevée qu'elle ne l'était durant la période 1903-1927 (LUMBY, 1955). Les observations que nous venons de faire sur l'adaptation climatique de *C. ventricosa* vont dans le sens de l'hypothèse selon laquelle cette espèce ne s'est maintenue sur le littoral de la mer du Nord qu'à la faveur du réchauffement de température qui s'y manifeste actuellement. D'autres espèces telles que *C. acuta* ont progressé vers le nord-est vraisemblablement pour la même raison (DE LEERSNYDER, 1958).

C. ventricosa se répandra sans doute peu à peu tout au long de la côte de la mer du Nord, mais plus lentement que cela ne s'est réalisé pour *C. acuta* qui est plus tolérant tant au point de vue écologique qu'au point de vue climatique.

Résumé.

1. Le genre *Cochlicella* comprend trois espèces : *acuta*, *ventricosa* et *conoidea*, distinctes par leurs caractères morphologiques (propor-

tions de la coquille, particularités de l'appareil génital) et écologiques. Elles diffèrent aussi dans leur plus ou moins grande extension à partir du bassin méditerranéen. Au point de vue géographique comme au point de vue écologique, *C. acuta* semble être l'espèce la plus tolérante ; *C. ventricosa* a déjà plus d'exigences ; *C. conoïdea* serait la moins adaptative des trois espèces.

2. Tandis que *C. acuta* s'est répandu progressivement vers le nord (Nord de la France, Belgique et sud de l'Angleterre), le long des côtes, et parfois des vallées intérieures, selon une aire pratiquement continue, *C. ventricosa* n'occupe que des îlots (stations actuelles de Gravelines, ancienne station de La Panne). Ces stations gravelinoises sont les plus nordiques et elles sont distantes d'un millier de kilomètres de la station la plus proche actuellement connue (Golfe de Gascogne).

3. *C. ventricosa* n'a pas trouvé à La Panne, en pleine dune sèche, l'habitat qui lui convient et l'espèce ne s'y est pas maintenue ; ce n'est pas le cas de la station des Huttes où l'implantation paraît stable, car *C. ventricosa* y a trouvé son habitat spécifique : l'arrière-dune humide.

4. La durée de vie de *C. ventricosa* est normalement d'une année. Les copulations commencent au printemps et les pontes ont lieu surtout en été et à l'automne, mais les éclosions s'échelonnent jusqu'à la fin de l'hiver.

5. *C. ventricosa* résiste plus facilement à la chaleur qu'au froid. Il estive durant la chaleur sèche de l'été à Porto-Santo. A Gravelines, il jouit d'un climat humide et tempéré, sans grands écarts de température, de sorte que le taux élevé de mortalité pendant l'hiver semble compensé par une longue période de reproduction et d'éclosions.

6. Le réchauffement actuel de la température sur le littoral de la mer du Nord permet de conclure que l'espèce est susceptible de se répandre lentement dans cette région, à partir des stations de Gravelines.

(Laboratoire de Zoologie de la Faculté libre des Sciences de Lille).

BIBLIOGRAPHIE.

- ADAM (W.). 1947 a. — Recherches sur la faune malacologique des dunes littorales de la Belgique. *Bull. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, t. XXIII, n° 27, 26 pp., 1 pl.
- ADAM (W.). 1947 b. — Révision des Mollusques de la Belgique. I. Mollusques terrestres et dulcicoles. *Mém. Mus. Roy. Hist. Nat. Belgique*, n° 106, 298 pp., 6 pl.
- AUBERTIN (D.), ELLIS (A. E.) and ROBSON (G. C.). 1930. — The natural History and variation of the Pointed Snail, *Cochlicella acuta* (Müller). *Proc. Zool. Soc. London*, pp. 1027-1055, 1 pl.

- BOULANGÉ (J.), DE LEERSNYDER (M.) et HOESTLANDT (H.). 1958. — Installation du Gastropode méditerranéen, *Cochlicella ventricosa* DRAPARNAUD sur les côtes de la mer du Nord. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LXXXIII, n° 1, p. 44.
- BOULANGÉ (J.) et HOESTLANDT (H.). 1960. — Influence de deux climats différents sur la croissance d'un Gastropode Pulmoné, *Cochlicella ventricosa* DRAPARNAUD. *C. R. Ac. Sc.*, t. 250, pp. 2450-2.
- BOULY DE LESDAIN. 1905. — Présence de l'*Helix acuta* dans le Nord. *Feuille jeunes Naturalistes*, n° 421, 1 p.
- DE LEERSNYDER (M.) et HOESTLANDT (H.). 1957. — Extension du Gastropode méditerranéen *Cochlicella acuta* MULLER dans le Sud-Est de l'Angleterre. *J. conch. London*, t. XXIV, pp. 253-264.
- DE LEERSNYDER (M.). 1958. — Sur la biologie d'un Gastropode méditerranéen *Cochlicella acuta* MULLER à la limite nordique de son aire d'extension. *Bull. Soc. Zool. France*, t. LXXXIII, n° 2-3, pp. 163-184.
- GERMAIN (L.). 1913. — Mollusques de la France et des régions voisines. t. II. *Encyclopédie scientifique*, 374 pp., 25 pl.
- GERMAIN (L.). 1921. — Mollusques terrestres et fluviatiles de Syrie. I. Introduction et Gastropodes. *J. B. Baillière à Paris*, 524 pp.
- GERMAIN (L.). 1930. — Mollusques terrestres et fluviatiles. *Faune de France*, 21, 477 pp., 13 pl.
- KENNARD et WOODWARD. 1920. — Nomenclatorial Notes. *Proc. Malac. Soc. London*, t. XIV.
- LUMBY (J. R.). 1955. — Temperature and salinity at the surface of the North Sea and Adjacent Waters : provisional Monthly Mean Charts. *Conseil Perm. Internat. Explor. Mer. Serv. Hydrogr.*, Note du 21 mars 1955.
- MOSS (W.) et PAULDEN (F.). 1892. — Reproductive organs of *Bulimus acutus* (*Helix acuta*). *Transactions and annual Report of Manchester Microscopical Society*, pp. 75-79, 1 pl.
- MOUSSON (A.). 1872. — Révision de la Faune Malacologique des Canaries. 177 p., 6 pl.
- NOBRE (A.). 1931. — Moluscos terrestres, fluviais e das aguas salobras do Arcuipélag do Madoira. *Porto*, 208 p., 4 pl.
- NOBRE (A.). 1941. — Moluscos terrestres e fluviais. *Fauna Malacologica De Portugal*, t. 11, 277 pp. 30 pl.
- PANELIUS (S.). 1958. — The land and Freshwater Molluscs of the Cap Verde Islands. *Soc. Sc. Fennica, Commentationes biologicae*, XVIII, 3, pp. 3-30.
- PIGNATTI (S.) et SACCHI (C. F.). 1953. — Popolamenti malacologici ed associazioni vegetali sul litorale veneto. *Arch. Botan.*, Vol. XXIX, Terza Serie, Vol. XIII, Fasc. III, 16 pp., 9 Tab.
- PILSBRY (H. A.). 1939. — Land Mollusca of North America (North of Mexico), Vol. 1, Part. 1, *Acad. Nat. Sc. Philadelphia*.
- RISSE (A.). 1826. — Histoire naturelle des principales productions de l'Europe méridionale et particulièrement de celles des environs de Nice et des Alpes maritimes. *Paris et Strasbourg*, t. IV, 439 pp.
- SACCHI (C. F.). 1952 a. — Raggruppamenti di Molluschi terrestri sul litorale italiano. *Boll. Soc. Veneziana Stor. Nat. e Mus. Civ. Stor. Nat.*, Vol. VI, Fasc. II, pp. 99-158.
- SACCHI (C. F.). 1952 b. — Les groupements de Mollusques terrestres sur le littoral italien. *Vie et Milieu*, t. III, Fasc. 4, pp. 431-435.
- SACCHI (C. F.). 1953 a. — Ecologia dei popolamenti di Molluschi psammicoli a Cuma. *Arch. Zool. Ital.*, Vol. XXXVIII, pp. 195-244, VII tabl.
- SACCHI (C. F.). 1953 b. — Popolamenti litorali di Molluschi terrestri sul medio Adriatico italiano (Piceno e Abruzzo). *Rev. Fac. Cienc. Lisboa*, 2a Ser., C, Vol. III, Fasc. I, pp. 25-52.

- SACCHI (C. F.). 1954. — Relations entre les groupements malacologiques terrestres et les conditions biogéographiques et biohistoriques des étangs roussillonnais. *Vie et Milieu*, t. V, fasc. 4, pp. 530-564.
- SACCHI (C. F.). 1955 a. — Fattori ecologici e fenomeni microevolutivi nei Molluschi della montagna mediterranea. *Boll. Zool.*, Vol. XXII, fasc. II, pp. 563-652, III pl.
- SACCHI (C. F.), 1955 b. — Il contributo dei Molluschi terrestri alle ipotesi del « Ponte Siciliano ». *Arch. Zool. Ital.*, t. XL, pp. 49-180.
- SACCHI (C. F.). 1958. — Les mollusques terrestres dans le cadre des relations biogéographiques entre l'Afrique du Nord et l'Italie. *Vie et Milieu*, t. IX, fasc. 1.
-